CLADISMO Y DIVERSIDAD BIOLÓGICA

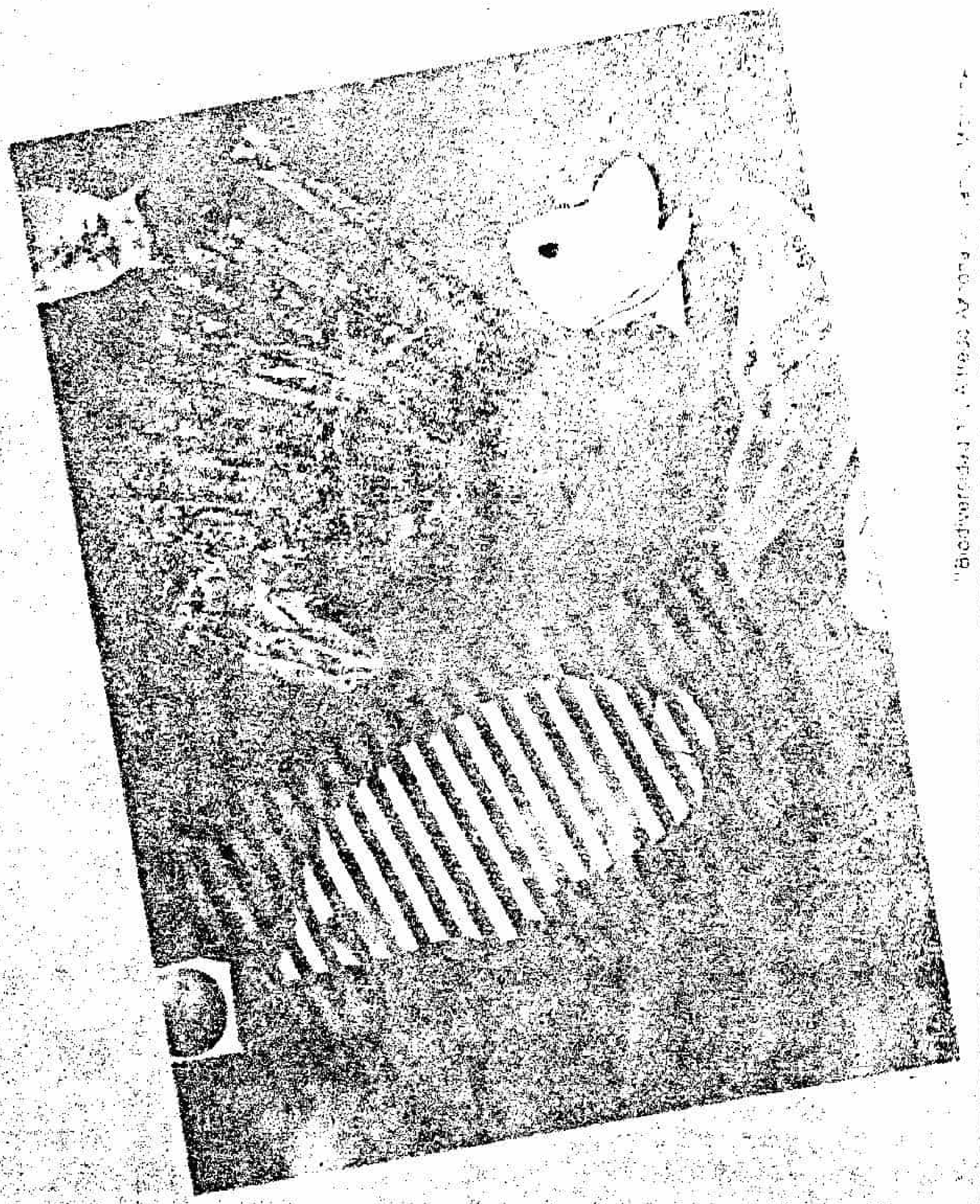
Juan J. Morrone, María M. Cigliano y Jorge V. Crisci
Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva, Museo de La Plata

El cladismo, que permite clasificar a los seres vivos por sus relaciones de parentesco e intenta reconstruir así la historia de la vida sobre la Tierra, ha generado una verdadera revolución en la clasificación biológica. Este método propicia una fecunda interacción con ramas de la biología tales como la biogeografía, la biología evolutiva y la ecología. Se ha transformado, además, en una eficaz herramienta utilizada cuando se plantean estrategias de conservación de la diversidad biológica.

Platycericum grande, **helecho del grupo de las Filicophyta, las cuales antiguamente se incluían entre las pteridófitas.**

Gracias quiero dar al divino
laberinto de los efectos y las causas
por la diversidad de las criaturas
que forman este singular universo

Jorge Luis Borges,
"Otro poema de los dones"



Las leyes de la biología están escritas en el lenguaje de la diversidad. Cuanto más profundamente se estudie la diversidad biológica, tanto más rápidamente se descubrirán los principios unificadores de la biología y las leyes que rigen este singular universo de organismos.

La biología comparada (sistemática, biogeografía, paleontología y embriología) estudia la diversidad de especies y taxones superiores —géneros, familias, etc.—, analizando la distribución de sus atributos con el objeto de captar los patrones bióticos, es decir el aparente orden de la vida. Por su parte, la biología general (genética, ecología de poblaciones, fisiología y evolución) estudia los procesos y mecanismos que generan la diversidad biológica.

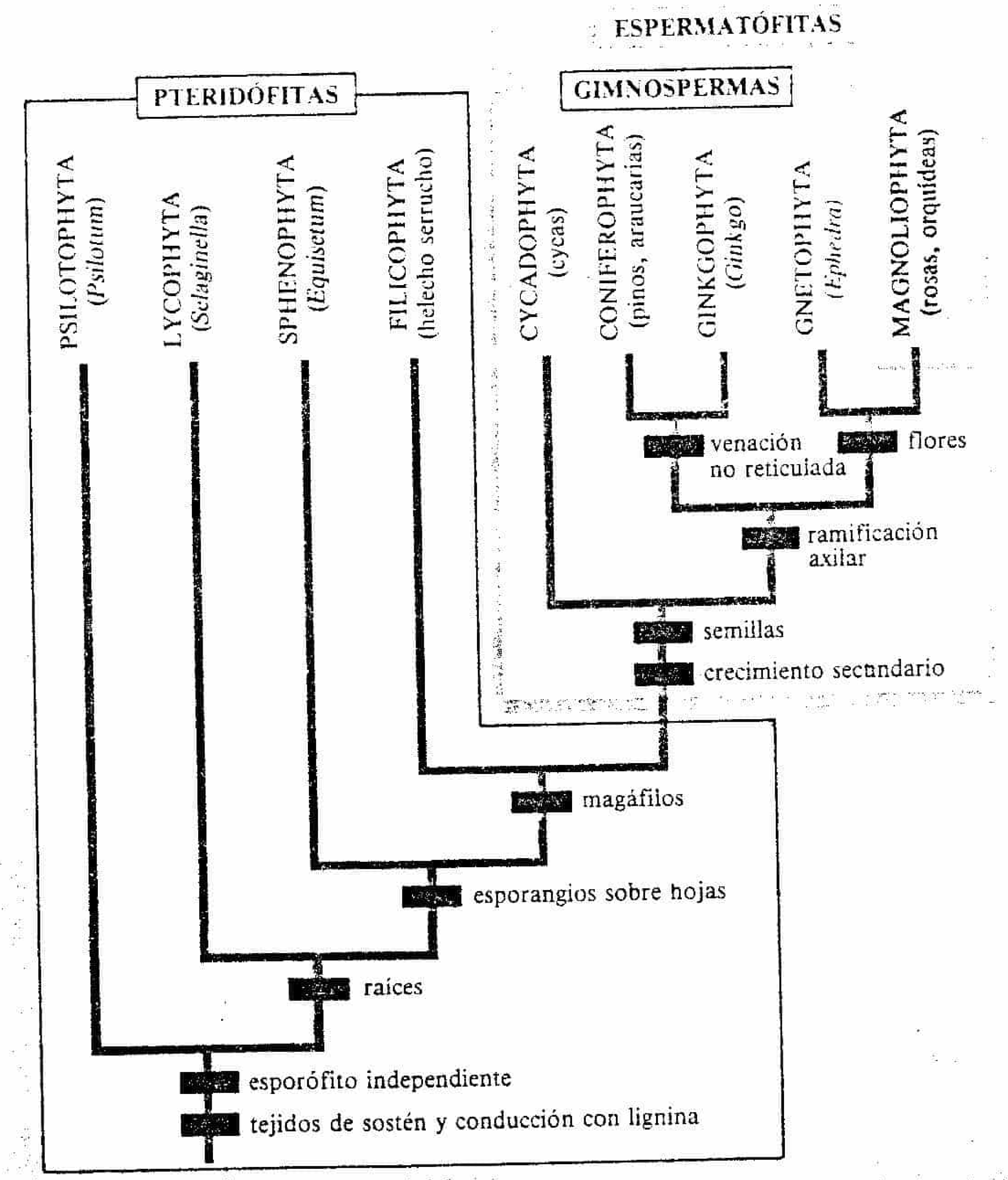
La biología comparada creció a través de la acumulación de datos sobre la diversidad de los atributos de los organismos. Como resultado de esos estudios se describieron y se dio nombre a más de un millón y medio de especies. Sin embargo, la mera acumulación de datos sobre el mundo en que vivimos, por mejor ordenados que ellos estén, no es suficiente para comprender ese mundo. La teoría de la evolución, formulada por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace a mediados del siglo XIX, nos permite interpretar los datos acumulados por la biología comparada. El estudio de la diversidad de la vida, ahora mirado a través de la lente de la teoría de la evolución, equivale al estudio de la historia de la vida. Por lo tanto, el análisis de la forma (similitudes y diferencias en los atributos de los organismos) ya no puede ser separada de la consideración del tiempo y del espacio.

En 1950, casi cien años después de que Darwin publicara *El origen de las especies*, el entomólogo alemán Willi Hennig propuso un método de clasificación destinado a reconstruir la historia de la vida, aun cuando de ella sólo se pudieran ver los datos del presente.

La sistemática, disciplina que intenta clasificar a los seres vivos según criterios que varían con las épocas, es calificada, en el caso que nos ocupa, como filogenética. De inmediato veremos por qué.

El método propuesto por Hennig se basa en el hecho de que, debido a la evolución, cada estructura biológica se define, en un sentido histórico, según el lugar que ocupa en el árbol genealógico de los seres vivos. Las estructuras y las funciones biológicas únicas que se heredan de las especies ancestrales permiten caracterizar tanto a esas especies ancestrales como a las que de ellas descienden. Al reconocer tales características únicas, es posible detectar las relaciones genealógicas o filogenéticas existentes entre las especies. El cladismo, la metodología aplicada por la sistemática filogenética, busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen.

El cladismo descansa sobre el axioma fundamental de que en la naturaleza, como resultado de la evolución, existe un orden que se manifiesta en las similitudes de los caracteres. Ahora bien, los organismos pueden parecerse por compartir tanto caracteres presentes en un ancestro lejano como caracteres que se encontraban en la especie que dio origen al grupo del que forman parte. Por ejemplo, los mamíferos se asemejan entre sí por poseer una columna vertebral, que ya estaba presente en el ancestro que dio origen a todos los vertebrados (peces + anfibios + reptiles + aves + mamíferos), pero también por la presencia de pelos y glándulas mamarias, los cuales aparecen sólo en su ancestro común más reciente. En este caso, consideramos a las vértebras como caracteres primitivos y a los pelos y glándulas mamarias como caracteres evolucionados. Este ejemplo nos permite apreciar que las similitudes entre los individuos se ordenan jerárquicamente, debido a que algunos caracteres aparecen antes que otros en el tiempo. Hennig llamó a los primitivos "caracteres plesiomorfos" y a los evolucionados o derivados, "caracteres apomorfos"



Cuando tales caracteres son compartidos por varios organismos, se denominan, respectivamente, "simplesiomorfías" o "sinapomorfías".

Hennig consideró que únicamente las sinapomorfías indicaban relaciones de parentesco entre los organismos y que todos los organismos que comparten una sinapomorfía forman un grupo al que se llamó "monofilético". Un grupo monofilético, es decir aquel que incluye al ancestro común y a todas las especies descendientes de él, es reconocido por la presencia de, al menos, un carácter apomorfo. El patrón de similitudes entre los organismos se expresa en un diagrama jerárquico ramificado, el cladograma, en cuyos puntos de ramificación se indica el orden en el que aparecen los distintos caracteres apomorfos (obsérvese que cladismo y cladograma provienen del vocablo griego *klados*, rama). El cladograma de las plantas vasculares que se presenta en la figura 1 ilustra estos conceptos. La presencia de esporófito independiente y de tejidos de sostén y conducción con lignina son los caracteres en común o sinapomorfías que ponen en evidencia el hecho de que estas plantas comparten una historia única. Los demás caracteres señalados en los puntos de ramificación del cladograma indican grupos monofiléticos menores. Por ejemplo, las cycas, pinos, *Ginkgo, Ephedra*, rosas y orquídeas poseen semilla, lo cual las distingue del resto de las plantas consideradas y muestra que integran el grupo monofilético denominado "espermatófitas".

Fig. 1. Cladograma de las plantas vasculares. Todas ellas comparten dos caracteres apomorfos comunes (tejidos de sostén y conducción con lignina). En los puntos de ramificación se indican caracteres apomorfos que evolucionan en cada grupo monofilético o clado. Las espermatófitas (por ej. pinos y rosas) constituyen un grupo monofilético respecto del ancestro común que adquirió la característica de poseer semillas. Las plantas sin semilla, las pteridófitas (por ej. los helechos) y aquellas con semillas desnudas, las gimnospermas (por ej. los pinos), constituyen grupos parafiléticos.

¿Cómo saber cuándo son apomorfos ciertos caracteres como, por ejemplo, en el caso analizado, semillas o lignina? Para responder este interrogante se pueden aplicar varios criterios. El más empleado consiste en realizar una comparación con el grupo externo o hermano, es decir el más afín con el estudiado. Si el carácter que se observa aparece en este segundo grupo, se considera plesiomorfo, ya que se infiere que se hallaba presente en el ancestro común a ambos grupos. Por el contrario, cuando el carácter examinado aparece sólo en el grupo en estudio, se lo considera apomorfo, ya que se infiere que es una novedad evolutiva. En los vertebrados con mandíbulas, el esqueleto puede ser cartilaginoso (condrictios: tiburones y rayas) u óseo (peces óseos, anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Si analizamos los mixines, el grupo más afín con los vertebrados que tienen mandíbulas, hallamos que el esqueleto es cartilaginoso. Por lo tanto, en los vertebrados con mandíbulas, ése será el carácter primitivo o plesiomorfo, siendo el esqueleto óseo el evolucionado o apomorfo (véase la figura 2a).

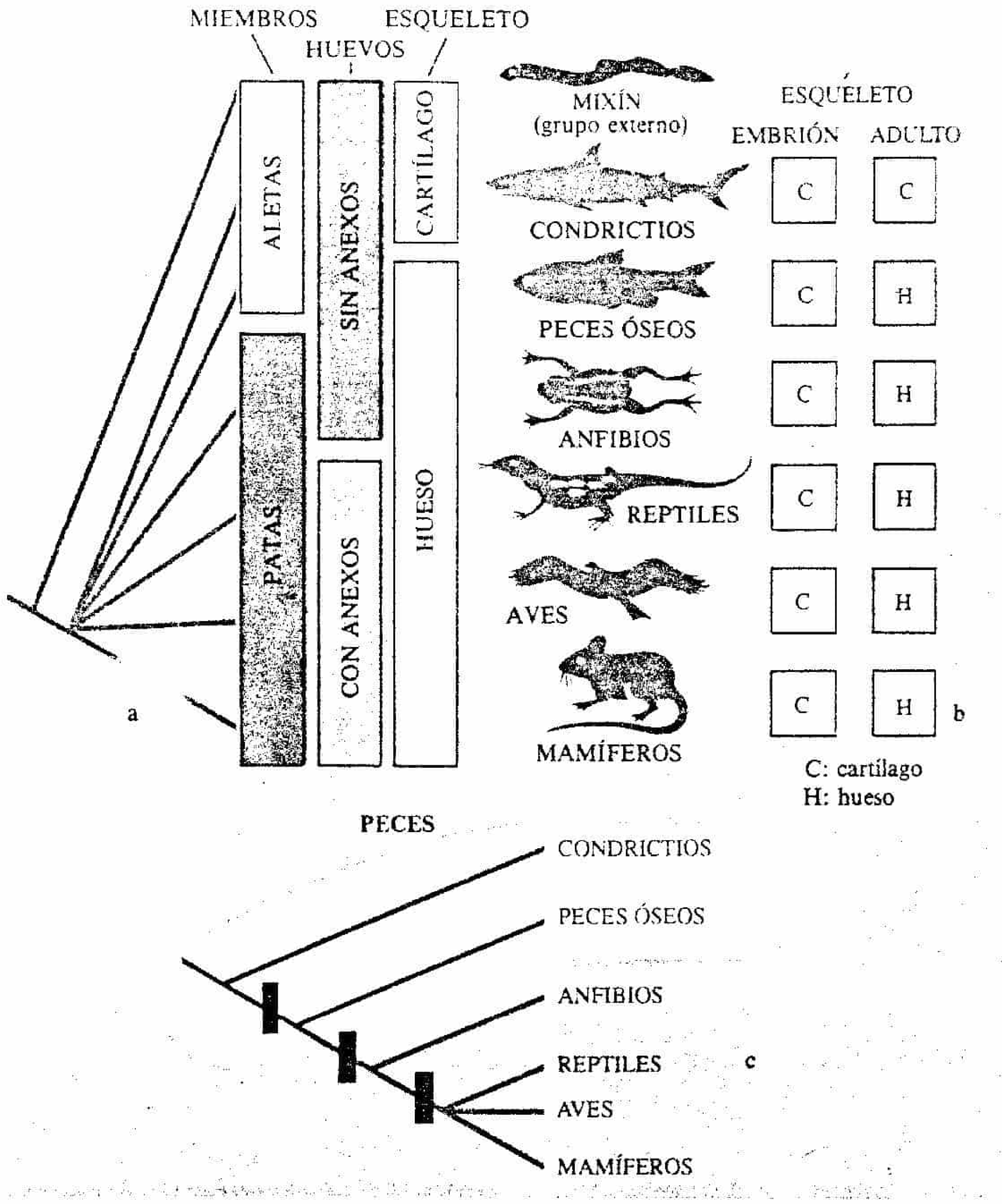
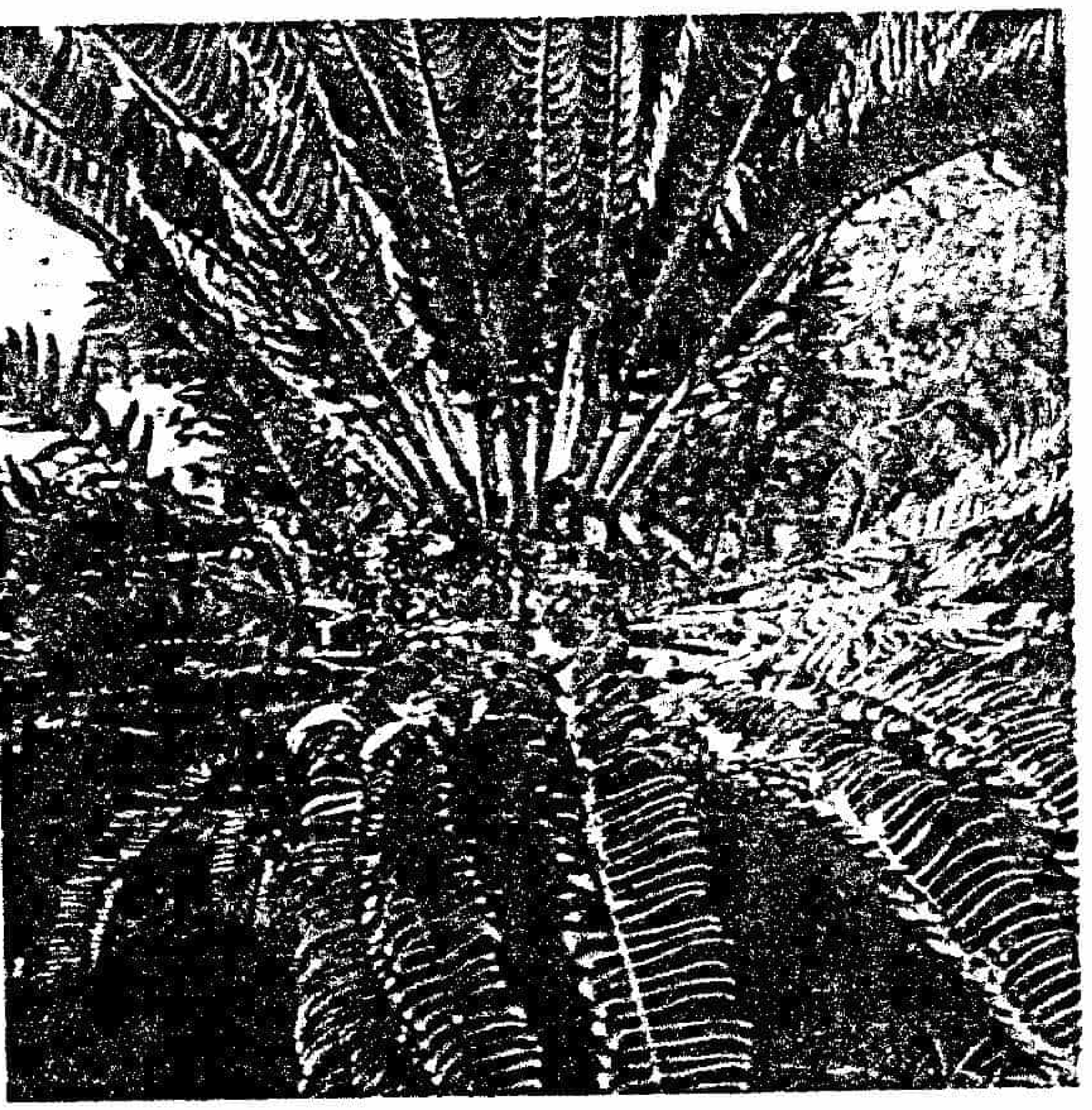
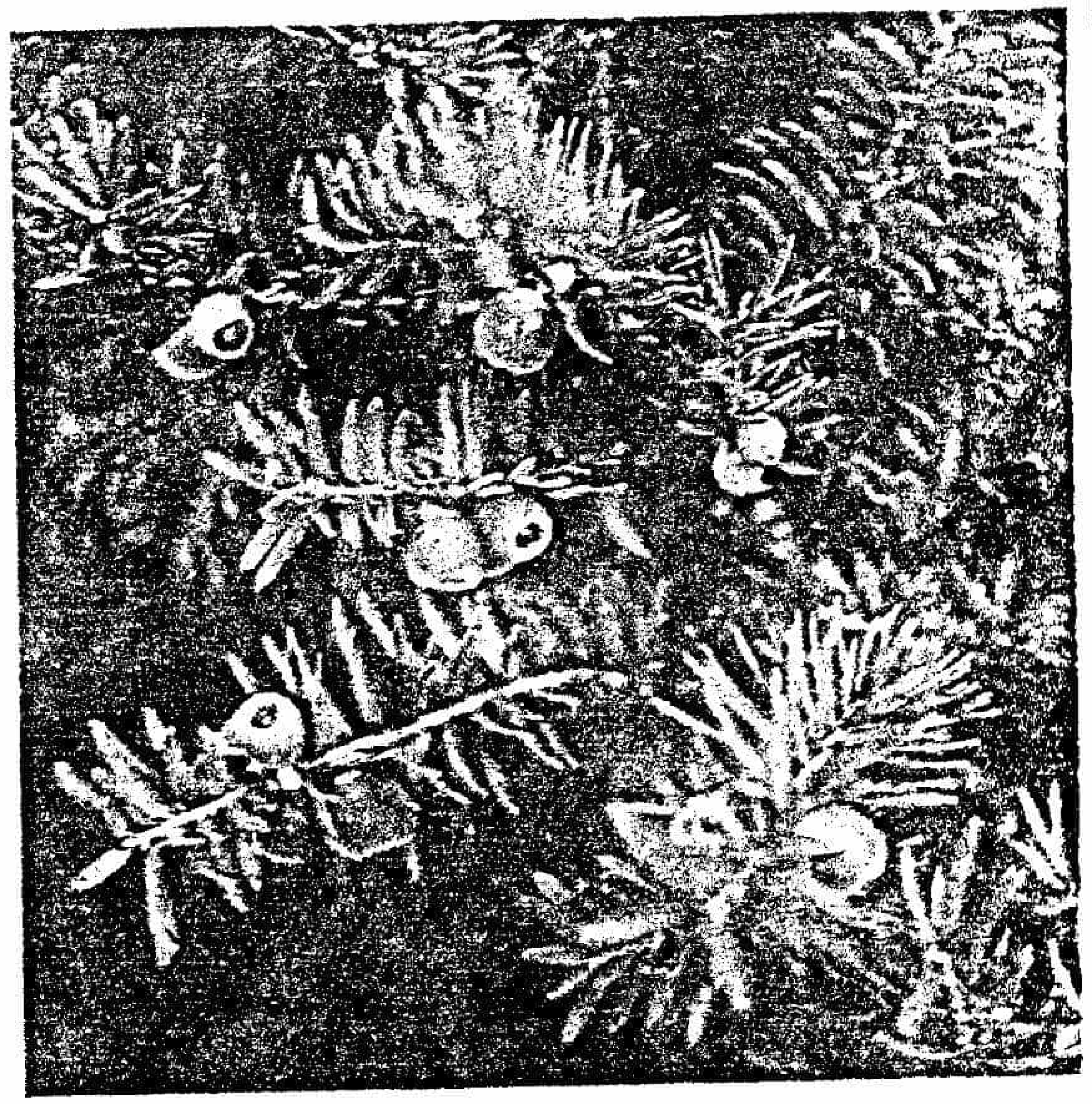


Fig. 2. Criterios para determinar caracteres apomorfos: a) comparación con un grupo externo; b) determinación del orden según el cual aparecen los caracteres durante el ciclo de vida. En c se muestra el cladograma resultante.

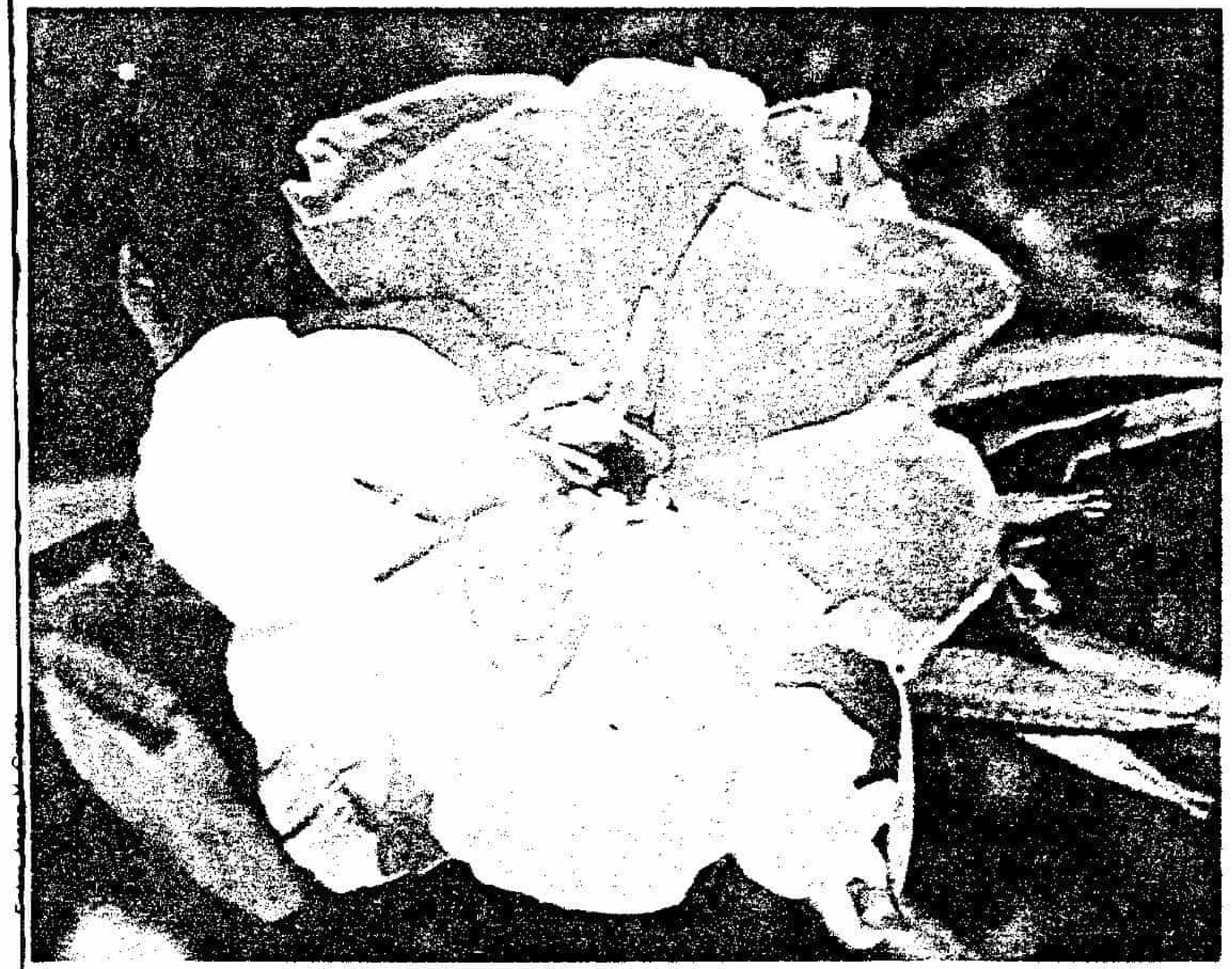
Otro criterio para determinar si los caracteres son apomorfos es el ontogenético, que se relaciona con la aparición de esos caracteres durante el ciclo de vida. Según este criterio se considera como plesiomorfos a aquellos caracteres que aparecen en las primeras etapas del desarrollo y como apomorfos a los que aparecen en etapas más tardías. La presencia de un esqueleto óseo en los adultos de mamíferos, reptiles y peces óseos, en reemplazo del cartílago de las etapas más tempranas, es considerado apomorfo. La presencia de cartílago en el esqueleto de los tiburones resulta un carácter plesiomorfo (véase la figura 2b), coincidiendo con el resultado obtenido mediante la aplicación del criterio de comparación con el grupo externo. El cladograma resultante de la aplicación de los dos criterios se observa en la figura 2c.



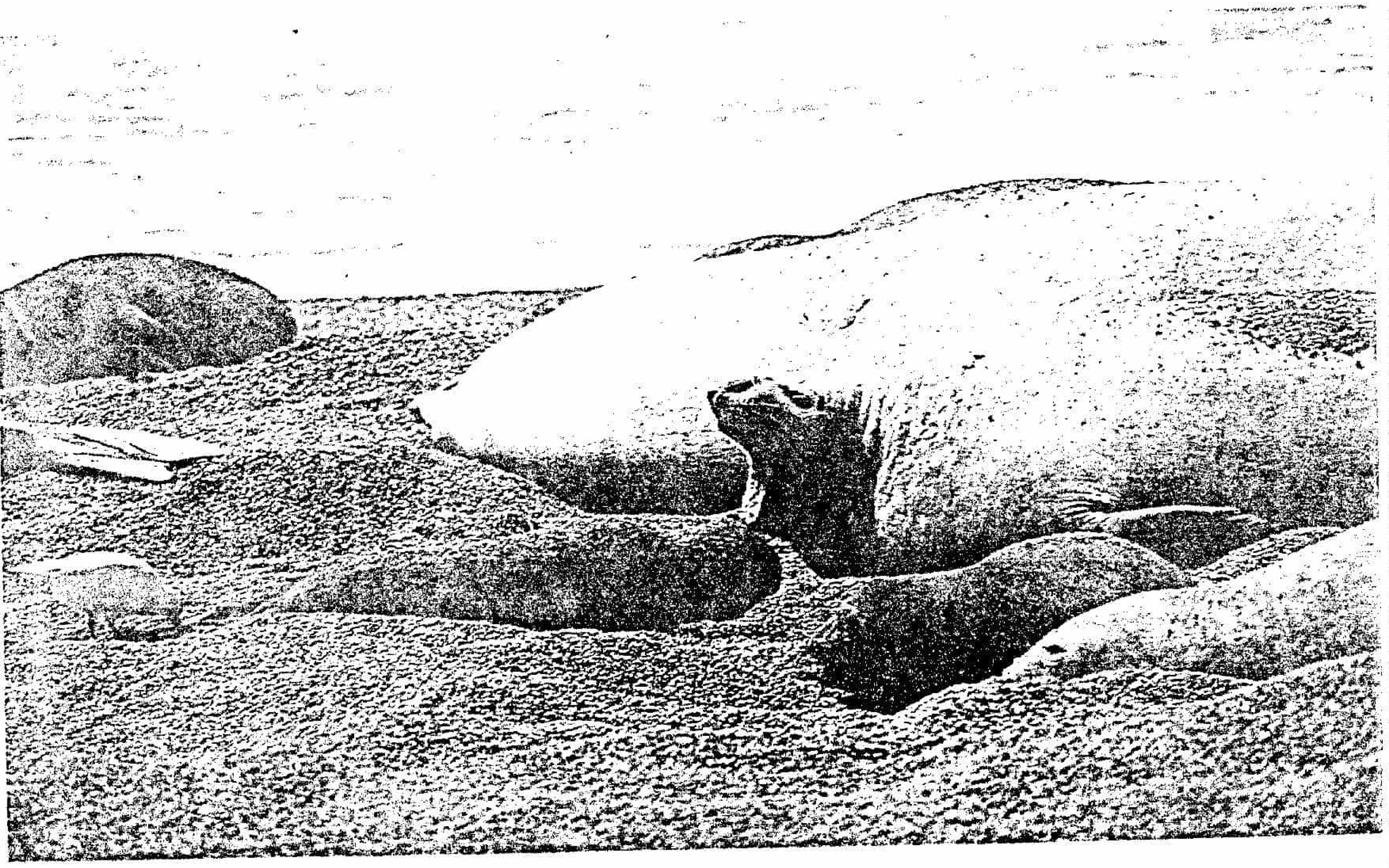
***Encephalartus woodis*, de las Cycadophyta, antiguamente asignadas al grupo parafilético de las gimnospermas.**



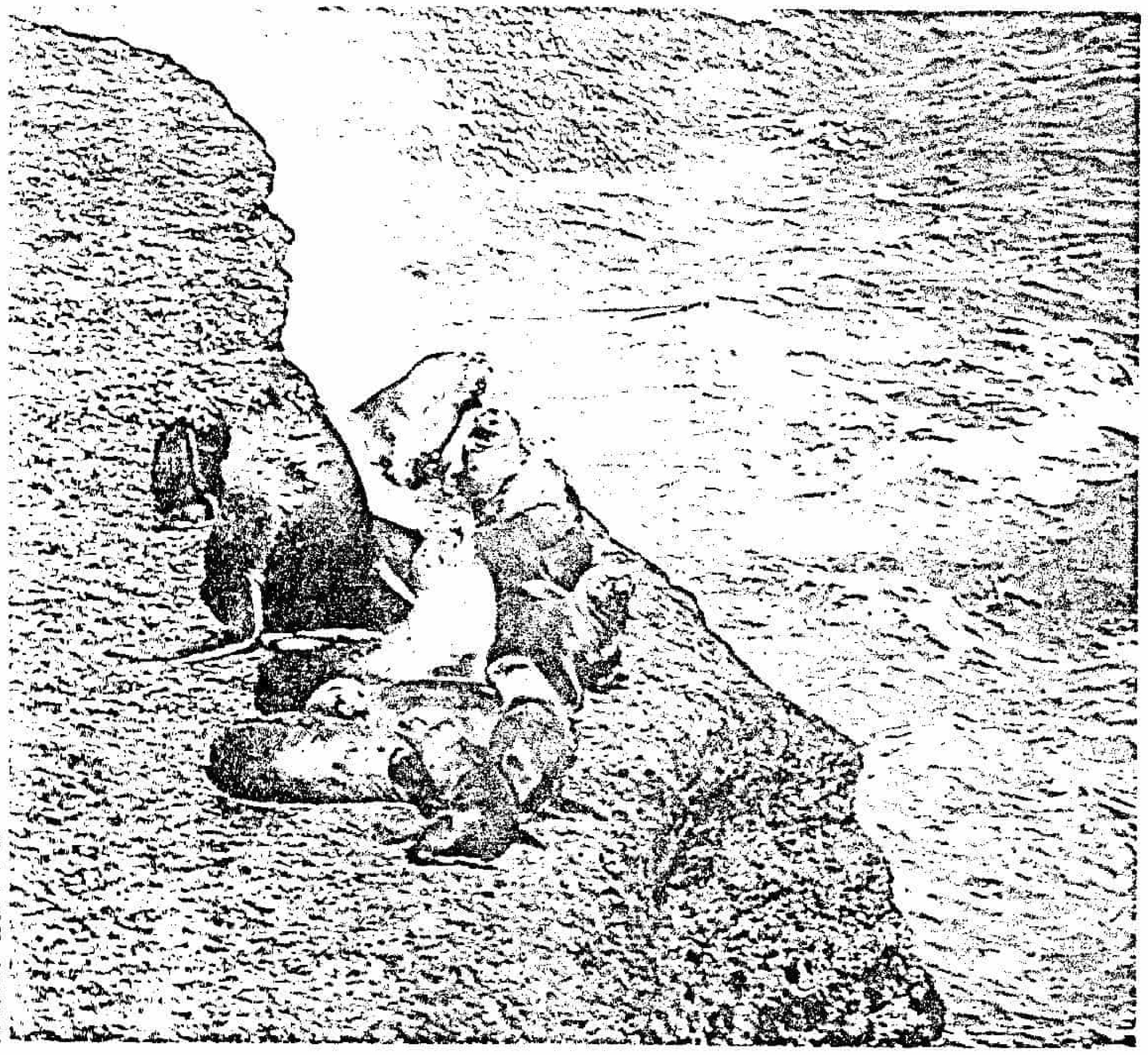
***Taxus* sp. de las Conipherophyta, antiguamente consideradas entre las gimnospermas.**



***Oenothera glazoviana*, de la familia de las fucsias, perteneciente al grupo de las Magnoliophyta.**



Elefante marino, *Mirounga leonina*.



Lobo marino, *Ottaria flavescens*.

Los cladogramas permiten delimitar tres tipos de grupos: "monofiléticos", "parafiléticos" y "polifiléticos". Un grupo monofilético (clado) incluye todos los descendientes de un ancestro común, por ejemplo las espermatófitas. Cuando no se incluyen algunos de los descendientes del ancestro común nos encontramos ante un grupo parafilético. Tradicionalmente los investigadores han incluido en sus clasificaciones numerosos grupos que en la actualidad son considerados parafiléticos. En el cladograma de las plantas vasculares presentado en la figura 1, tanto las pteridófitas (Psilotophyta + Lycophyta + Sphenophyta + Filicophyta) como las gimnospermas (Cycadophyta + Coniferophyta + Ginkgophyta + Gnetophyta) constituyen grupos parafiléticos. También lo constituyen los peces (tiburones y peces óseos), en el cladograma de los vertebrados presentado en la figura 2c.

El tercer tipo de grupo, el polifilético, es el integrado por los descendientes de distintas líneas ancestrales. Tomemos como ejemplo el caso de los pinnípedos. Clásicamen te, los biólogos sistemáticos reunían elefan tes marinos, focas, lobos marinos y morsa dentro del suborden de los pinnípedos de bido a la similitud de sus miembros loco motores. Estudios anatómicos detallado han revelado que los elefantes marinos, la morsas y las focas comparten sinapomor fías con las nutrias, mientras que los lobo marinos las comparten con los osos, razó por la cual los pinnípedos constituyen u grupo polifilético (véase la figura 3).

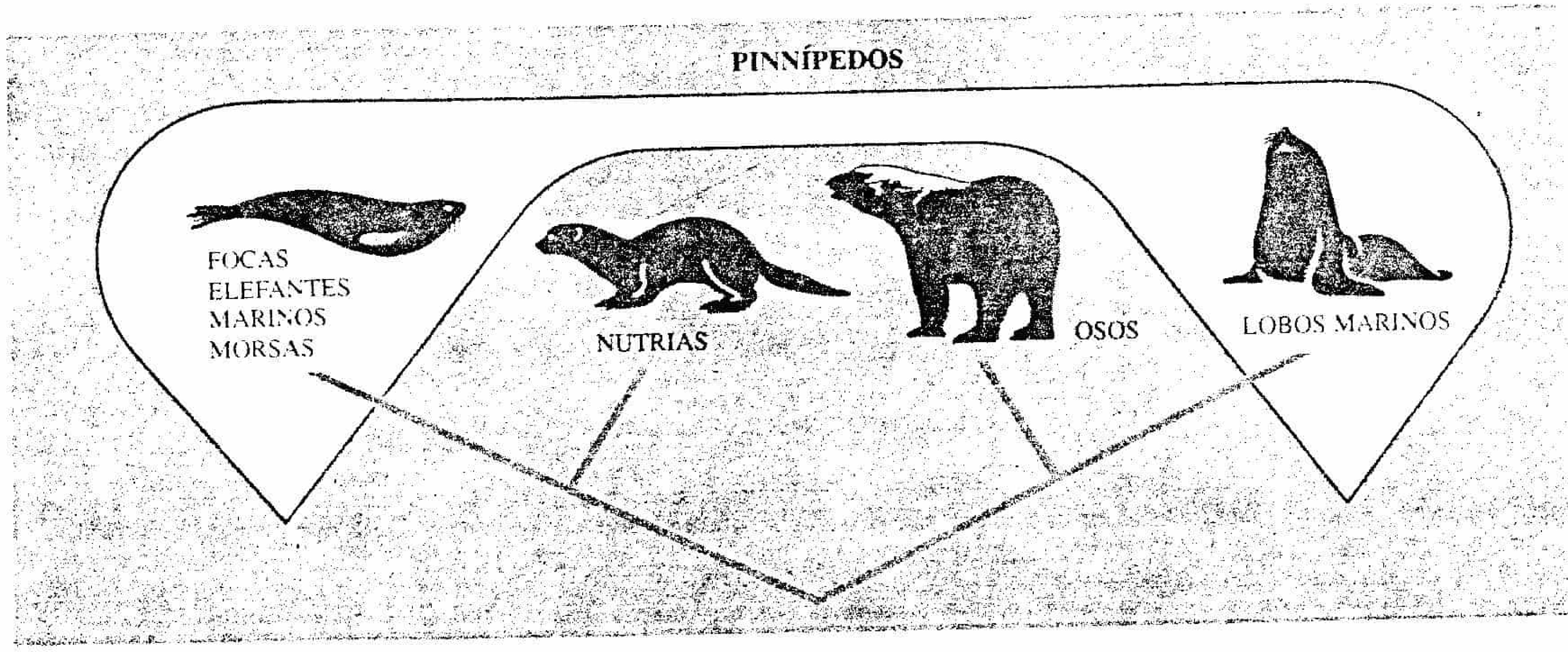
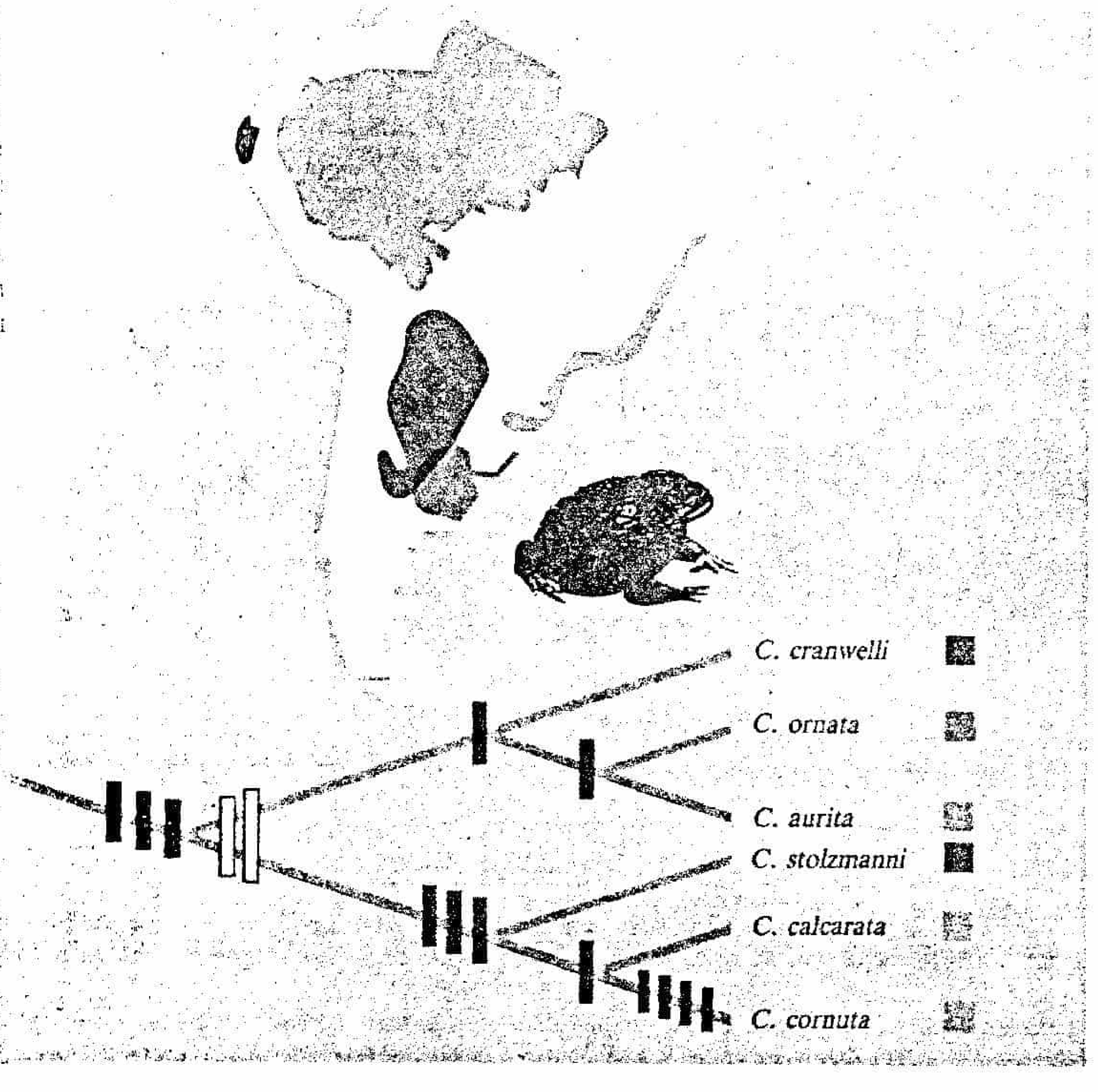


Fig. 3. Cladograma que señala el carácter polifilético de los pinnípedos.



ig. 4. Distribución geográfica y cladograma de las especies de escuerzos del género *Ceratophrys*.

La sistemática provee clasificaciones que resumen el conocimiento existente sobre los atributos de los organismos. Los otros campos de la biología comparada y, en muchos casos, de la biologia general, deben contar con estos conocimientos, ya que ellos permiten interpretar criticamente tanto procesos evolutivos, por ejemplo el surgimiento de una nueva especie, como fenómenos de adaptación. La construcción de cladogramas independientemente de las teorías acerca de los procesos biológicos, al ofrecer explicaciones dentro de un contexto histórico, permite contrastar dichas teorias. En este trabajo veremos ejemplos de la aplicación de los métodos cladísticos en estudios sobre especiación, biogeografía y adaptación.

Se llama especiación al conjunto de procesos que conducen al surgimiento de nuevas especies. En esos procesos intervienen factores extrínsecos (condiciones geográficas bajo las cuales comienza el proceso de especiación) e intrínsecos (particularidades genéticas, reproductivas, de comportamiento) que caracterizan a las nuevas especies y las mantienen como entidades independientes.

De acuerdo con las condiciones geográficas en las que surgen las barreras de aislamiento reproductivo entre las poblaciones ancestrales, han sido propuestos diferentes modelos de especiación. Cuando se analizan los cladogramas en este tipo de estudio, se considera que cada uno de sus puntos de ramificación representa un evento de especiación. Para contrastar los distintos modelos de especiación resulta importante reconocer cuáles son las relaciones cladisticas de las especies implicadas. Consideremos un caso muy interesante.

En América del Sur se encuentra el género de escuerzos *Ceratophrys*, que incluye seis especies, las cuales habitan en una amplia variedad de ambientes, como selvas tropicales (*C. aurita* y *C. cornuta*), pastizales (*C. ornata*) y zonas semixéricas (*C. calcarata*) y xéricas (*C. stolzmanni* y *C. cranwelli*). En 1982, J. Lynch llevó a cabo el análisis cladístico de las especies de *Ceratophrys* para contrastar la teoría de refugios propuesta por J. Haffer. De acuerdo con esta teoría, el surgimiento de especies en las selvas tropicales sudamericanas se debió a ciclos de aridez acaecidos durante el Pleistoceno. Durante esos períodos, la selva se redujo a "parches" que se transformaron en refugios de flora y fauna, y las poblaciones aisladas dentro de ellos se diferenciaron luego en nuevas especies.

El análisis cladístico del género *Ceratophrys* muestra dos grupos monofiléticos (véase la figura 4). De éstos, el constituido por *C. stolzmanni*, *C. calcarata* y *C. cornuta* se distribuye en la selva amazónica, en el norte de Colombia y de Venezuela, y en

el golfo de Guayaquil, mientras que el formado por *C. cranwelli*, *C. ornata* y *C. aurita* se asocia con el sistema del río Paraná y las áreas costeras del sudeste de Brasil, Uruguay y la Argentina. Las tres especies del grupo del norte poseen distribución alopátrica, es decir que se hallan aisladas entre sí por barreras geográficas. *Ceratophrys cornuta* se encuentra más ampliamente distribuida y esto podría llevarnos a postular que es la especie ancestral que dio origen a las otras dos. El análisis cladístico de Lynch refuta esta hipótesis, ya que pone de manifiesto que *C. cornuta* no puede considerarse ancestral por no ser la especie hermana de las dos restantes. El análisis revela también que es el miembro más divergente del grupo, pues posee un mayor número de apomorfías. En suma, las relaciones del cladograma son una evidencia en favor de la especiación alopátrica para explicar el origen de estas tres especies. Asimismo, las dos únicas especies selváticas de este género (*C. aurita* y *C. cornuta*) se encuentran en grupos monofiléticos diferentes, resultando innecesario explicar su diferenciación a través de la teoría de refugios.

Lynch concluyó que, pese a que el modelo de refugios permitiría explicar la diferenciación de algunos taxones de las selvas tropicales de América del Sur, resultaría innecesario para las especies de *Ceratophrys*.

Tal vez la disciplina con la cual la metodología cladística ha interactuado de manera más fructífera es la biogeografía histórica. No en vano esa interacción dio origen a una nueva rama de la biología comparada, la "biogeografía de la vicarianza" (véase "En busca del Paraíso perdido: la biogeografía histórica", *Ciencia Hoy*, vol. 1, N° 5, págs. 26-34). Esta disciplina supone una estrecha analogía entre la sistemática y la biogeografía. Así como la relación entre los caracteres permite expresar relaciones entre taxones, la información sobre las relaciones entre los taxones permite inferir relaciones entre las áreas que ellos habitan. La biogeografía de la vicarianza supone que a partir de los cladogramas de varios taxones diferentes que habitan una misma región es posible deducir las relaciones históricas entre las áreas de dicha región. Para realizar este análisis se sustituyen en los cladogramas, como puede verse en la figura 5, los taxones (5a) por las áreas que ocupan (5b), obteniéndose los respectivos cladogramas de áreas (5c). El siguiente paso es la búsqueda, si lo hubiera, de un patrón de relación de las áreas que se repita en todos los cladogramas (5d). La combinación de distintos cladogramas parciales en un único cladograma general de áreas nos permite formular una hipótesis para explicar la historia biogeográfica del conjunto de taxones (biota) y por consiguiente de las áreas donde ellos se distribuyen.

Las relaciones entre la región austral de América del Sur y otras regiones del planeta han sido analizadas mediante la aplicación de esta metodología. Resultados obtenidos en la década pasada por C. Patterson, C. Humphries y L. Parenti fueron corroborados y ampliados recientemente por nosotros mediante la incorporación de nuevos datos y la aplicación de novedosas metodologías. A partir de los cladogramas de áreas obtenidos de 17 taxones de insectos, hongos y plantas (véase la figura 6), nuestro análisis corroboró que la biota de América del Sur tendría un origen híbrido, ya que se trata de un continente cuyas áreas norte (tropical) y sur (patagónica) tendrían una historia independiente. La región sur compartiría una historia común con otras regiones australes, mientras que la región norte estaría relacionada con América del Norte y Sudáfrica (véase la figura 7a). La región austral se relacionaría con las demás áreas australes de acuerdo con cuatro patrones alternativos (véanse las figuras 7b a 7e). La existencia de estos patrones nos permitió postular que la biota de la región austral de América del Sur tendría un origen compuesto en sí misma.

La ecología histórica se ocupa de la adaptación de los organismos al ambiente en el que se encuentran. Esta disciplina ha surgido recientemente debido a la interacción de la ecología con el cladismo, el cual provee hipótesis filogenéticas que son utilizadas para reconstruir los patrones históricos de origen y diversificación de los caracteres.

Un interesante trabajo realizado desde la perspectiva de la ecología histórica es el que se ha hecho a partir del género de plantas *Montanoa*, de la familia de las compuestas. De acuerdo con investigaciones llevadas a cabo por la botánica estadounidense V.Funk, el género *Montanoa* posee 30 especies, 25 de las cuales son arbustos o enredaderas. Las cinco restantes son árboles de aproximadamente treinta metros de altura. Todos los árboles crecen en México, Guatemala, Costa Rica, Venezuela y Colombia, en ambientes de selva pluvial, en alturas superiores a las de los medios donde se encuentran los arbustos y enredaderas. Al estudiar el número cromosómico de las especies se encontró que los árboles son poliploides, es decir que su número cromosómico es múltiplo del básico. Analizando la posición filogenética de las especies arbóreas en el cladograma del género (véase la figura 8) se observa que aparecen en cuatro clados o grupos monofiléticos diferentes, siendo las especies más relacionadas con cada una de ellas arbustos que viven en zonas bajas. Sobre la base de estos datos alguien podría suponer que la selección natural actuó en favor de aquellos caracteres que permiten a estos árboles vivir en ambientes de altura y de selvas lluviosas. Sin embargo, el análisis más detallado muestra que las especies arbóreas poliploides presentan tejidos conductores de agua menos eficientes que las plantas con número cromosómico diploide o básico, por lo que sólo pueden sobrevivir en hábitats muy húmedos como las selvas, donde permanecen sin expandirse hacia otros ambientes por causa, precisamente, de dicha ineficiencia. No se puede hablar, por lo tanto, en este caso, de selección natural. Ahora bien, el desarrollo independiente del hábito arbóreo en cuatro grupos monofiléticos indicaría la plasticidad que poseen estas plantas para producir poliploides. Asimismo, la marcada preferencia por ciertas condiciones ambientales señala que las restricciones a las que fueron sometidos los individuos durante su desarrollo ontogenético son más importantes que la selección natural para explicar el surgimiento de esas características.

La diversidad biológica se encuentra amenazada a causa de la destrucción de hábitats naturales y la consiguiente extinción masiva de especies. El cladismo está llamado a desempeñar un papel preponderante en el trazado de estrategias destinadas a valorar las áreas y especies que se deben preservar particularmente. Es tan elevado el número de especies en extinción y tan diferentes los hábitats en los que ellas se encuentran como elevado es el número de países y variadas sus distintas necesidades económicas. Por esta razón resulta imposible preservar todas las especies y todos los hábitats.

Las áreas han sido valoradas tradicionalmente en términos de riqueza y abundancia de especies; y las especies, con un enfoque antropocéntrico, por su importancia económica o estética. El cladismo ofrece una visión complementaria —no alternativa— de la tradicional. Desde este punto de vista, las áreas se determinan en función de la importancia evolutiva de los grupos que en ellas habitan. Tendrían prioridad aquellas que contuvieran grupos evolutivos únicos y representantes de clados diferentes, es decir mayor riqueza filogenética. Las prioridades en lo que respecta a la conservación de especies se asignarían en función de su importancia filogenética: las especies "pri-

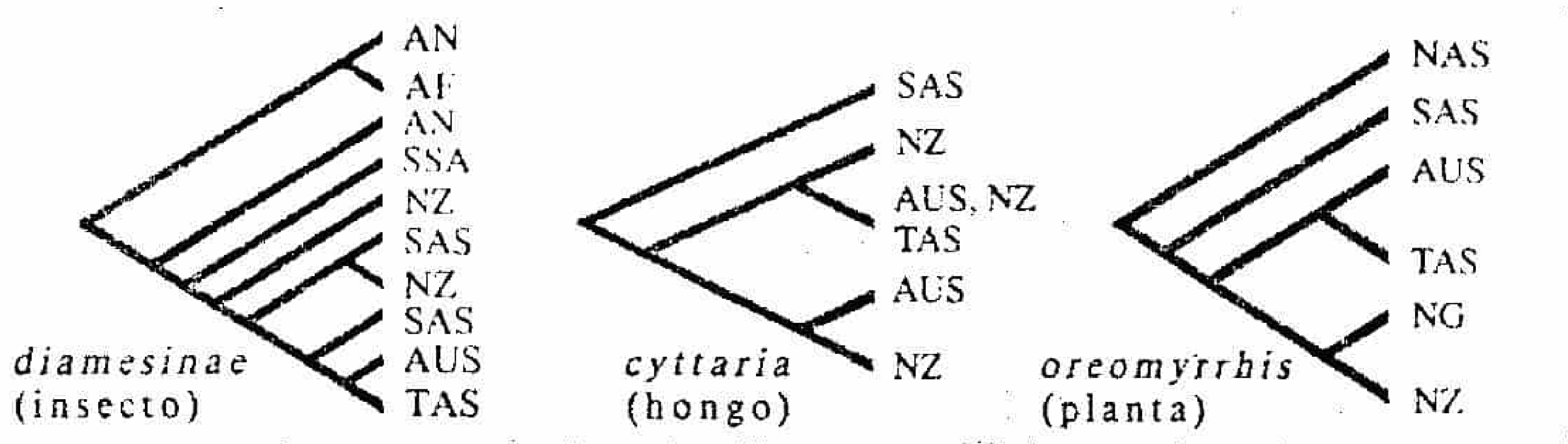


Fig. 6. Tres ejemplos de cladogramas de áreas empleados en el análisis de las relaciones entre América del Sur y otras áreas. Este análisis tuvo en cuenta 17 taxones de insectos, hongos y plantas. (AF = África, AUS = Australia, AN = América del Norte, NC = Nueva Caledonia, NG = Nueva Guinea, NAS = norte de América del Sur, NZ = Nueva Zelanda, SAS = sur de América del Sur, TAS = Tasmania.)

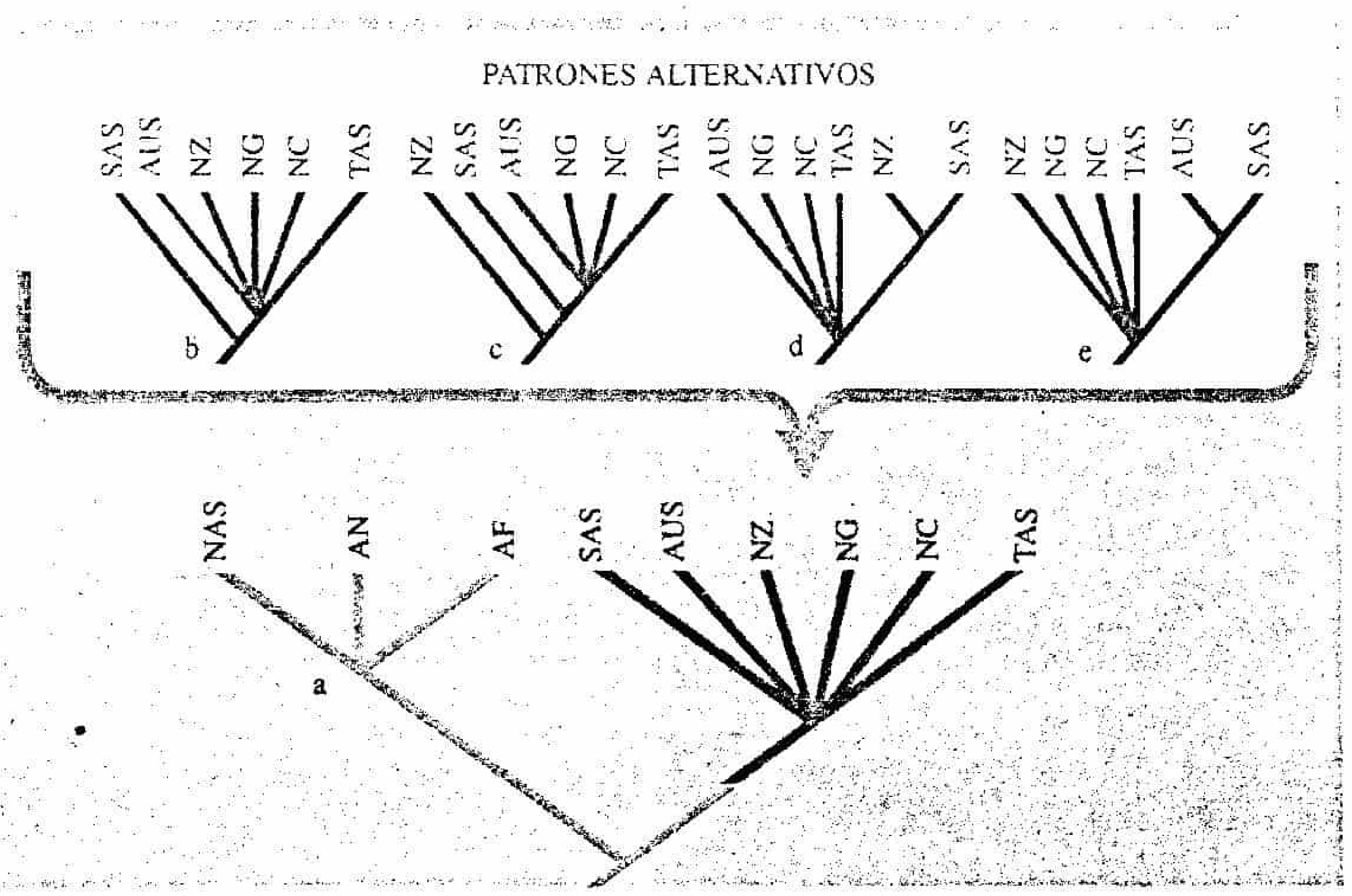


Fig. 7. Cladograma general de áreas obtenido del análisis de 17 taxones. Puede observarse la vinculación del norte de América del Sur con África y América del Norte, y la vinculación del sur de América del Sur con otras regiones australes. Se señala así el carácter híbrido de nuestro subcontinente. El estudio sugiere posibles patrones alternativos para las regiones australes que indicarían la probable existencia de una biota de origen compuesto. Las siglas están definidas en la figura 6.

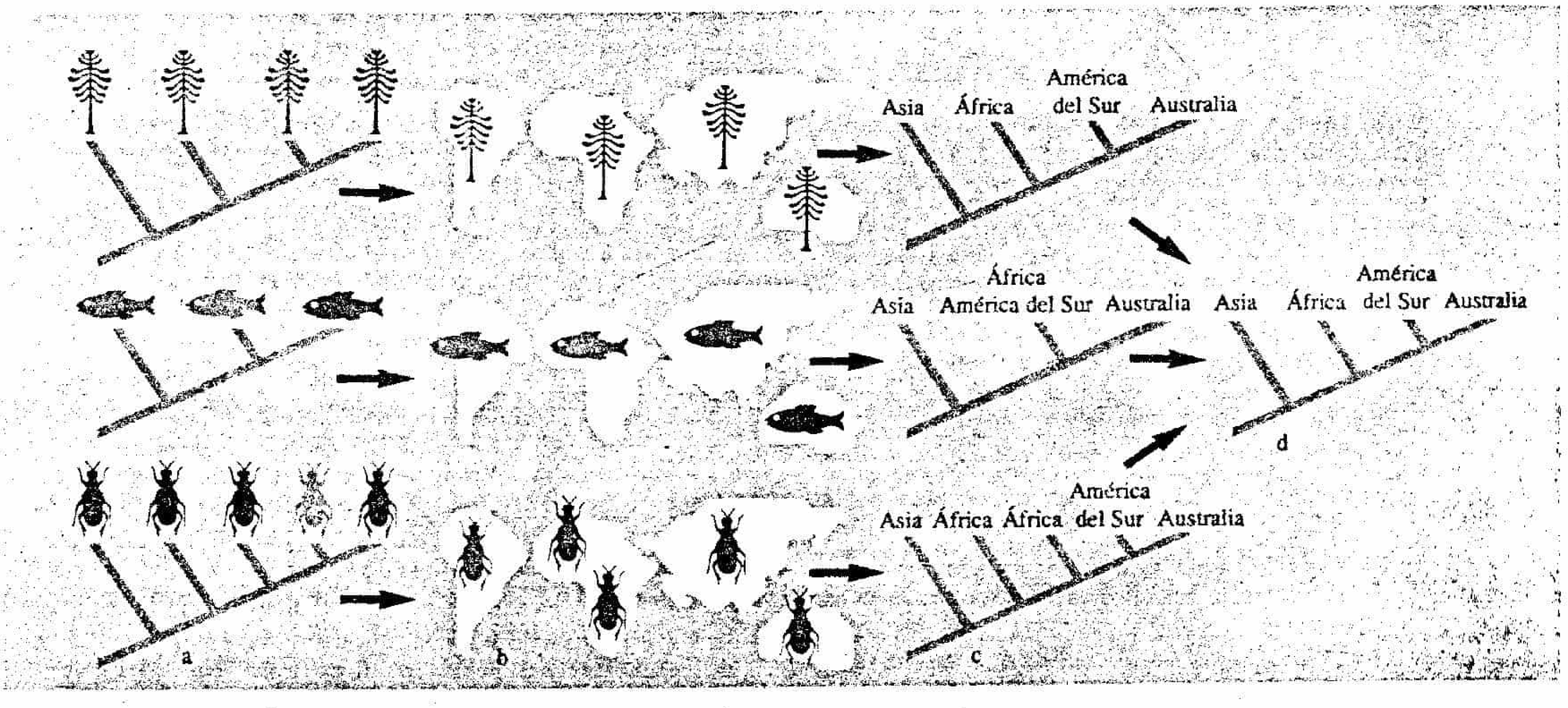
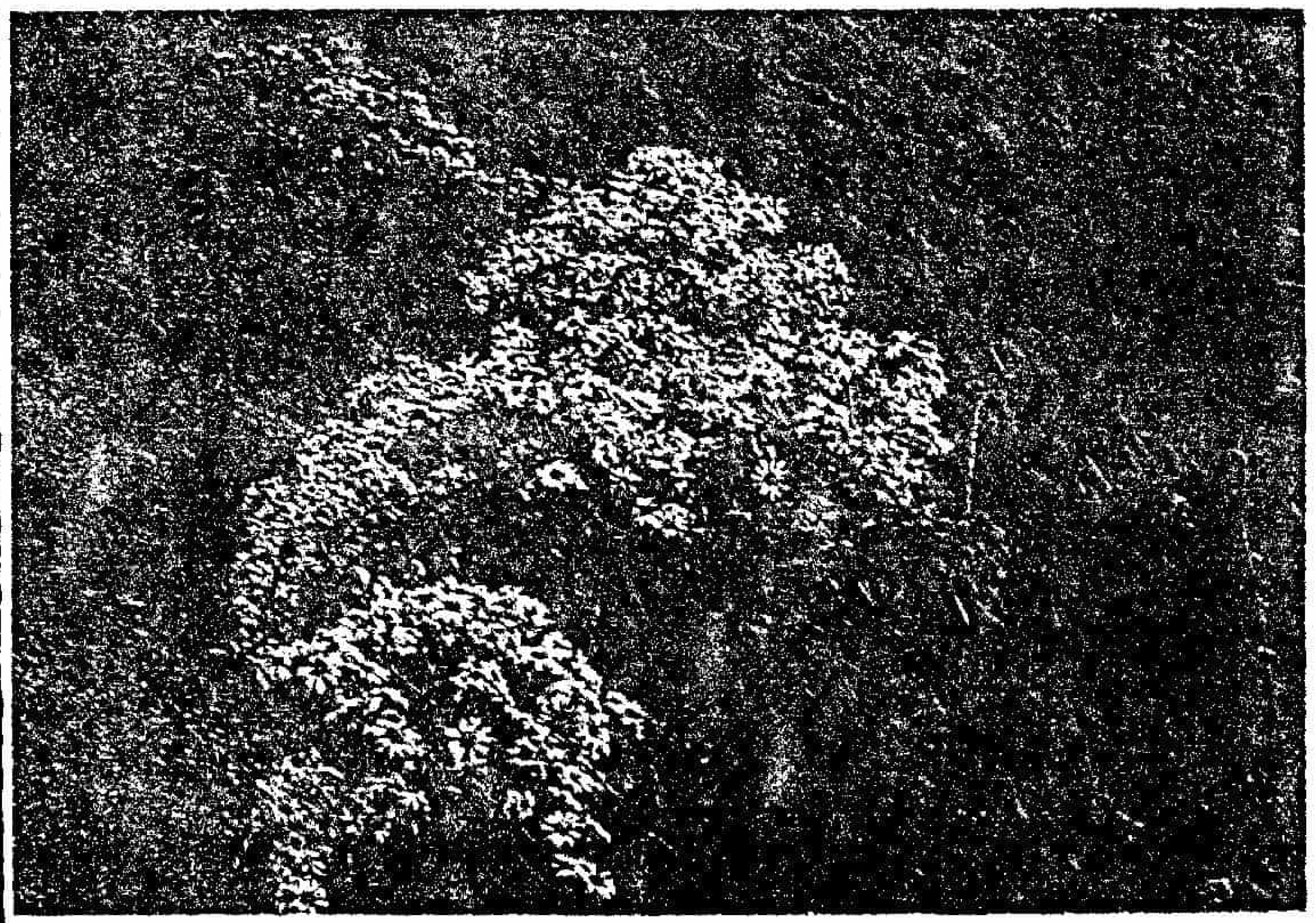


Fig. 5. Etapas del análisis de la biogeografía de la vicarianza: a) cladogramas de taxones, b) distribución geográfica de los taxones, c) cladogramas de áreas, y d) cladograma general de áreas.



***Montanoa bipinnatifida*. De la familia de las margaritas, posee formas arbustivas y arbóreas.**

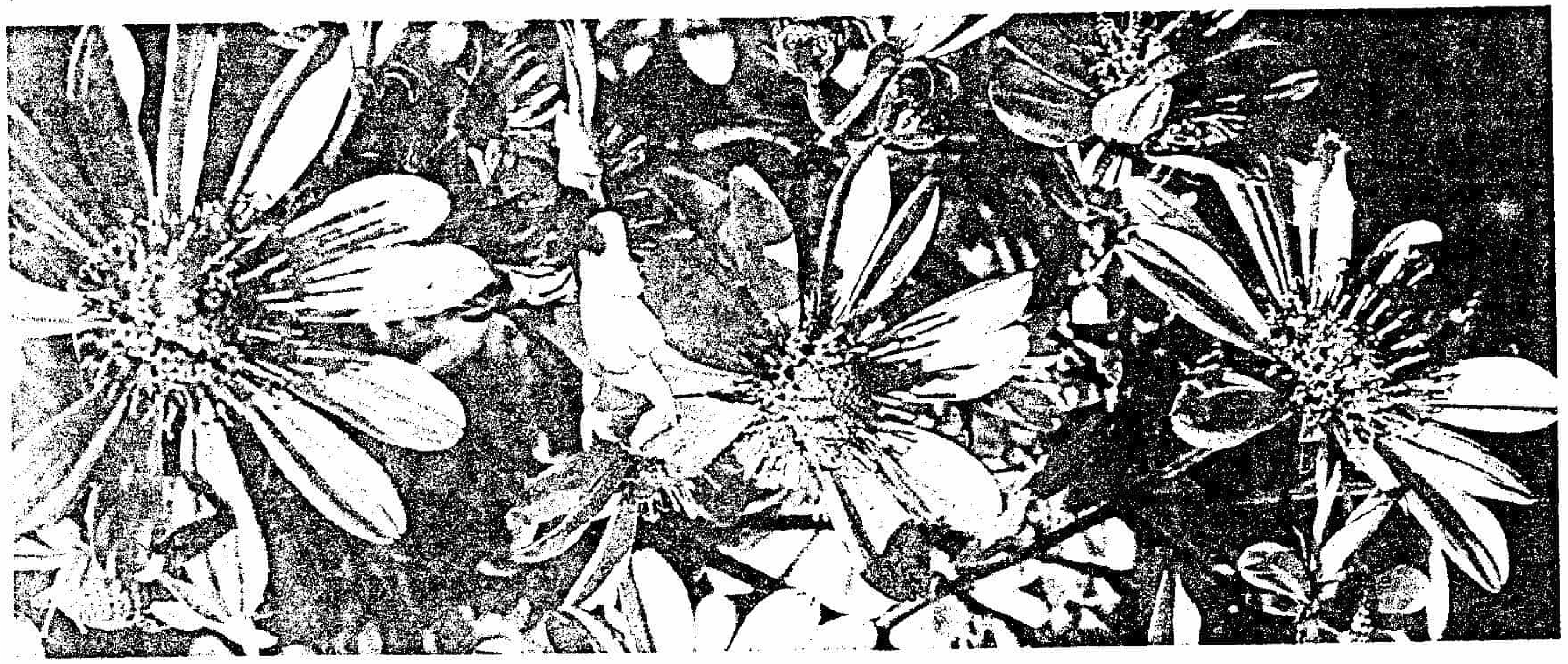


Foto: Vicki Funk

Montanoa bipinnatifida.

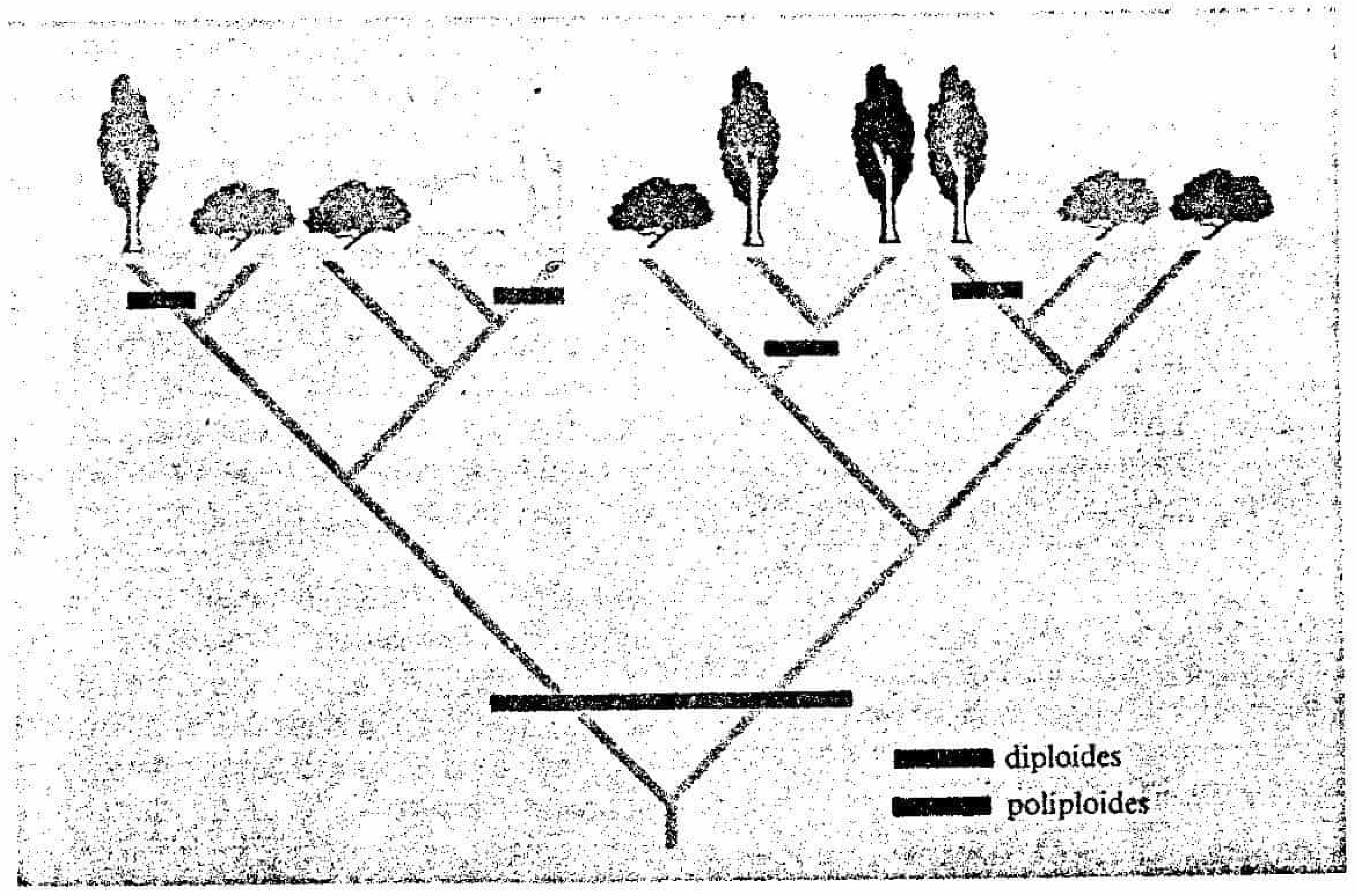


Fig. 8. Cladograma simplificado del género *Montanoa*. Las especies arbóreas poliploides aparecen en cuatro clados diferentes.

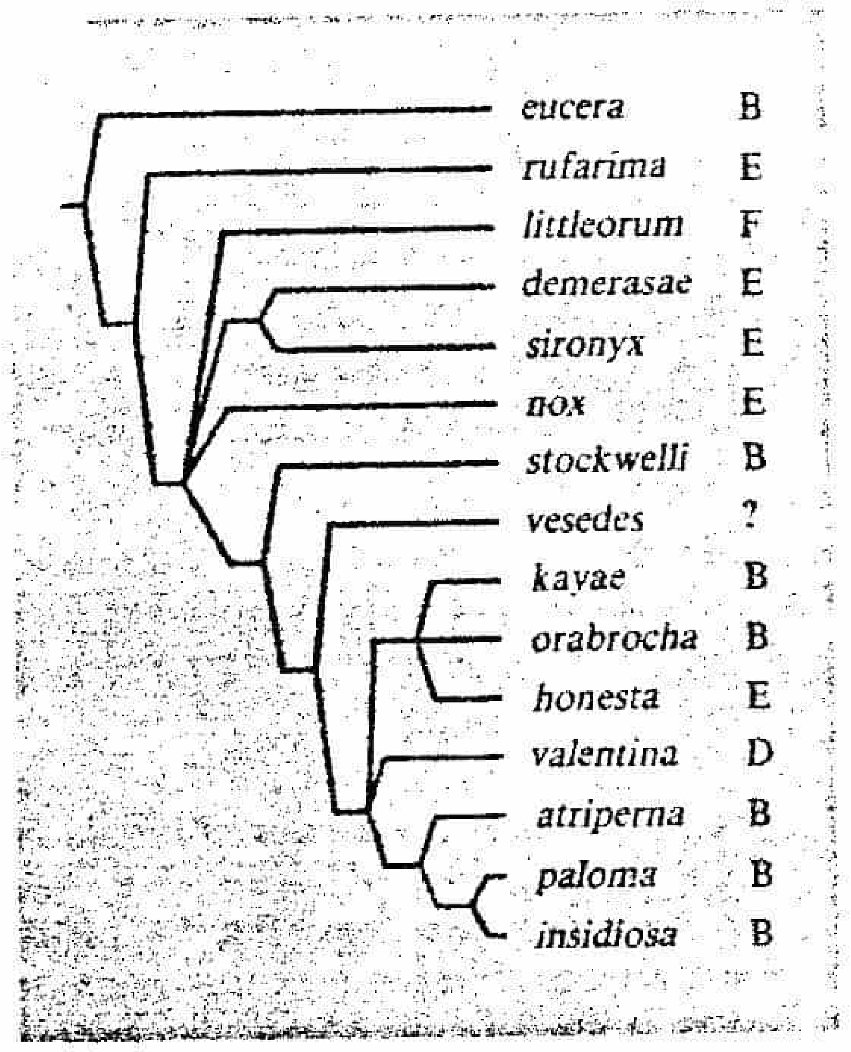


Fig. 9. Cladograma de un grupo de especies del género de coleópteros *Agra*. Las letras representan las áreas donde se encuentran las diversas especies.

mitivas", "basales" en el cladograma, tendrían mayor importancia si hubiera que optar entre ellas y las restantes especies del mismo. De acuerdo con esta línea de pensamiento, el entomólogo estadounidense T. Erwin ha propuesto las que llamó "estrategias de conservación fundadas sobre bases evolutivas". El cladograma de la figura 9 muestra un grupo monofilético de especies del género de insectos coleópteros *Agra*. Los nombres de las áreas en las que habita cada especie están representados por diferentes letras en la parte superior del cladograma. Si fuera necesario señalar prioridades relacionadas con la conservación de estas áreas, B y E tendrían un valor mayor que las otras, pues en ellas se observa la presencia de una especie basal y de especies provenientes de distintos grupos monofiléticos del cladograma. En diciembre de 1990, en el acto durante el cual recibiera el premio Nobel de Literatura, decía Octavio Paz: "La vida en nuestro planeta corre graves riesgos. Nuestro irreflexivo culto al progreso y los avances mismos de nuestra lucha por dominar a la naturaleza se han convertido en una carrera suicida. En el momento en que comenzamos a descifrar los secretos de las galaxias y de las partículas atómicas, los enigmas de la biología molecular y los del origen de la vida, hemos herido en su centro a la naturaleza". Resulta paradójico que cuando disponemos de herramientas sofisticadas para analizar la diversidad biológica desde múltiples perspectivas, miles de especies animales y vegetales estén desapareciendo de la faz de la Tierra. ⊙

LECTURAS SUGERIDAS

CRISCI, J. V. y MORRONE, J. J., 1989, "En busca del paraíso perdido: la biogeografía histórica", en: *Ciencia Hoy*, vol. 1, Nº 5, págs. 26-34.

FUNK, V. A. y BROOKS, D. R., 1990, "Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology", en: *Smithsonian Contributions to Botany*, vol. 73, págs. 1-45.

HENNIG, W., 1968, *Elementos de una sistemática filogenética*, Eudeba, Buenos Aires.

LLORENTE, J., 1989, "Algunas ideas de la teoría sistemática contemporánea: conceptos en cladismo", en: *Ciencias*, vol. 3, págs. 26-39.

NELSON, G. y PLATNICK, N. I., 1981, *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*, Columbia University Press, New York.